Rehbachiella, der bisher älteste Branchiopode

von
Dieter Waloßek

Abstract: *Rehbachiella kinnekullensis*, the hitherto oldest branchiopod
The "Orsten", a special type of half a billion years old fossil lagerstätten from different areas in southern Sweden, has brought up a large variety of exceptional, bodily preserved fossils. They include the hitherto oldest branchiopod crustacean *Rehbachiella kinnekullensis* Müller 1983, preserved with many larval stages. The factual information available now gives a detailed insight of the morphology, life style, and ontogenetic development of this early branchiopod. Moreover, it aided to present a new argumentation scheme for the phylogeny of Branchiopoda (evolutionary novelties - filter apparatus -; conservative elements) and its major lines, and, together with the information on the other "Orsten" arthropods, to re-evaluate various morphological features of Crustacea and Arthropoda in general, and theory-based concepts.

Bemerkenswert erhaltene Funde aus rund 500 Millionen Jahre alten Fundschichten („Orsten") in Südschweden belegen, daß die Kiemenfüßer, Branchiopoden, mit die ältesten fossil nach-

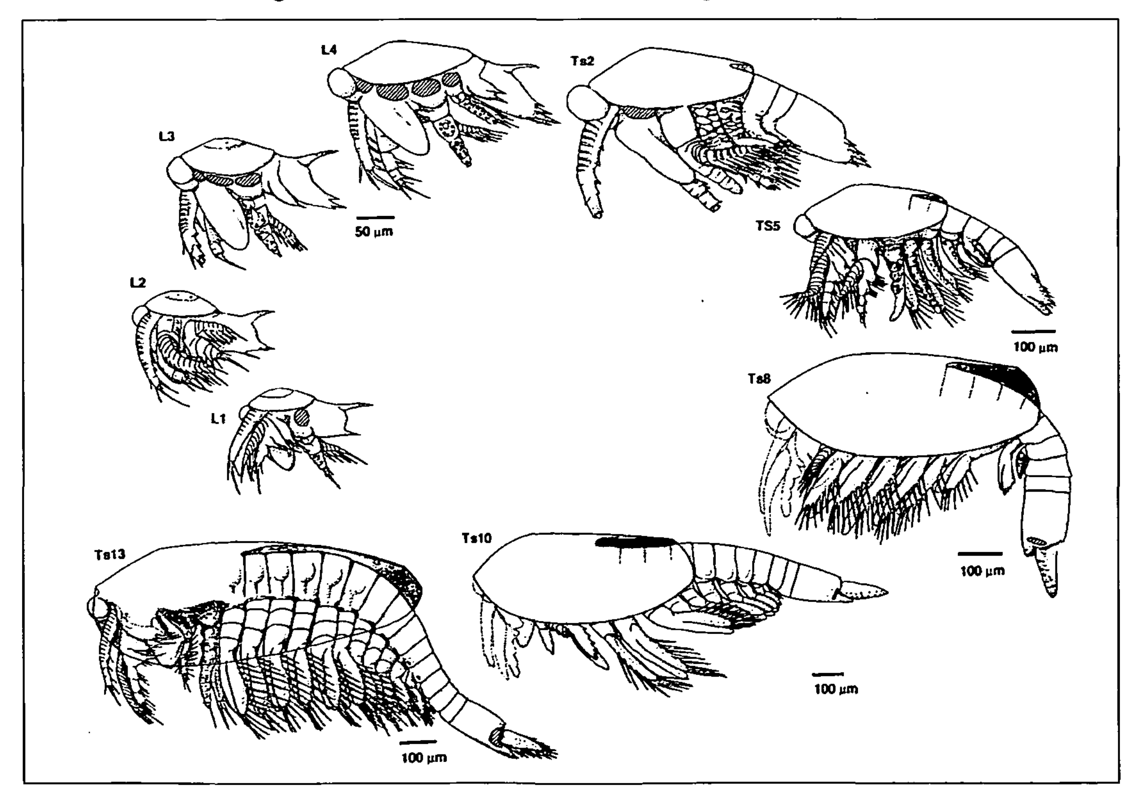


Abb. 1: Larvalzyklus von *Rehbachiella kinnekullensis* MÜLLER 1983.

gewiesenen Krebse im engeren Sinne sind (WALOSSEK 1993, 1995). Wenngleich dies nicht bedeutet, daß sie auch stammesgeschichtlich sehr frühe Vertreter sind, so zeigt es, daß ihre eigenständige Evolution bereits mindestens ebensolange währte.
Diese kambrischen Fossilien sind nicht nur dreidimensional und mit „Haut und Haar" bis hinunter zu Detailgrößen von weniger als einem Tausendstel Millimeter (siehe Filtergrannen in Abb. 3d-f) erhalten, sondern am besten sind gerade ihre Jugendstadien von weit unter einem halben Millimeter konserviert (Zusammenfassung in MÜLLER & WALOSSEK 1991).

Die Larvenserie von *Rehbachiella kinnekullensis* MÜLLER 1983, umfaßt nicht weniger als 30 Stadien. Sie reicht von einer Naupliuslarve (nur drei Beinpaare) von etwa 0,15 mm Länge bis zu einer Larve von 1,7 mm mit 13 Rumpfgliedern und 12 Beinpaaren.

Fast alle der Zwischenstadien sind durch Fundstücke belegt, so daß die Entwicklung der einzelnen Körperdetails genauestens beobachtbar und rekonstruierbar war (Abb. 2). So verschwinden frühlarvale Strukturen, wie die großen Augen (Abb. 3a), ein Schwanzstachel und eine plattenartige Struktur auf dem Kopfschild (Abb. 3b) nach einigen Stadien wieder, während sich mit der Zunahme der Körperglieder und des Kopfschildes (Abb. 2c) weitere Beine fortschreitend entwickeln und differenzieren (Abb. 2a, b). Es bildet sich ein Filterapparat heraus, zu dem eine Vertiefung der Bauchdecke (Filterrinne) und lappenartige Auswüchse an den Beinen und eine spezielle Beborstung mit Filterborsten (Zurückhalten von Partikeln), Kamm-

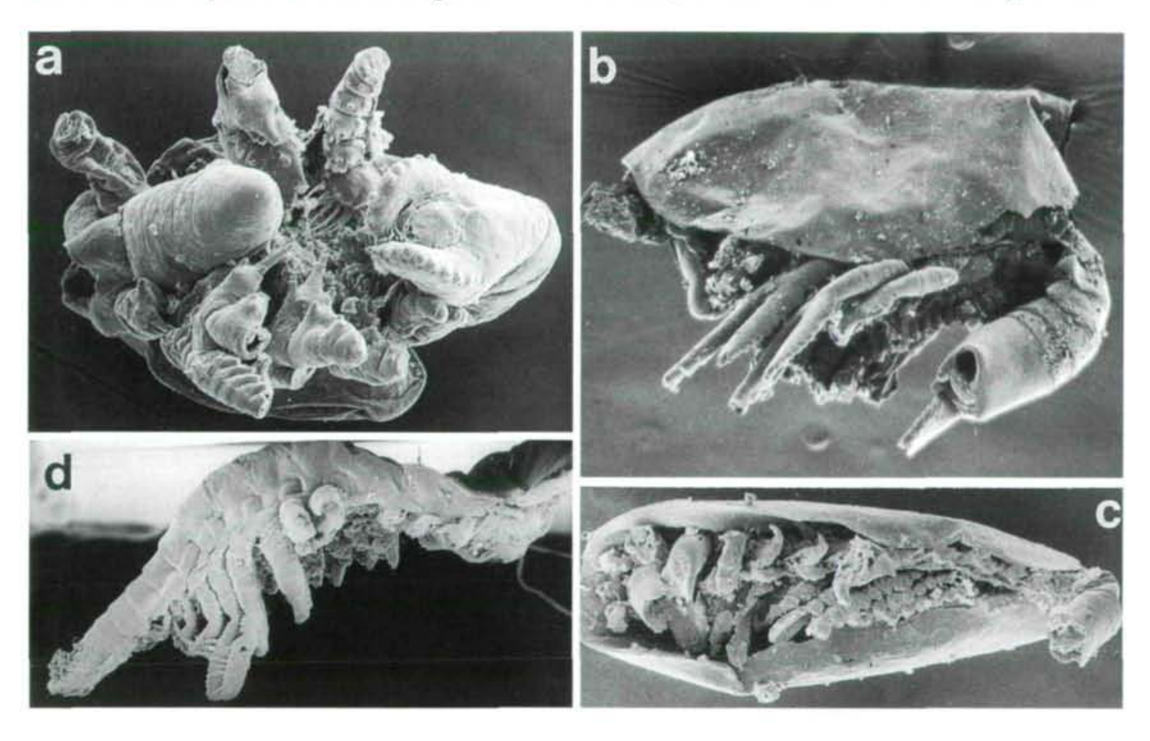


Abb. 2: Larven aus der Serie von *Rehbachiella.* **a)** Blick auf die Bauchseite eines frühen Stadiums mit nach vorn-innen umgebogenem Schwanz. **b)** Forgeschrittenes Stadium mit gut entwickeltem Kopfschild und ersten funktionalen Rumpfbeinen. c) Vorletztes Stadium mit 12 Rumpfsegmenten, dessen Beine zum Teil weiter außen abgebrochen sind; der Vorderkörper ist in einen umfangreichen, einklappigen Schild gehüllt. **d)** Letztes Larvenstadium mit 13 Rumpfsegmenten (12 beintragend); Kopfbereich nicht erhalten, dafür die Schwimmbeborstung der Außenäste einiger Rumpfbeine.

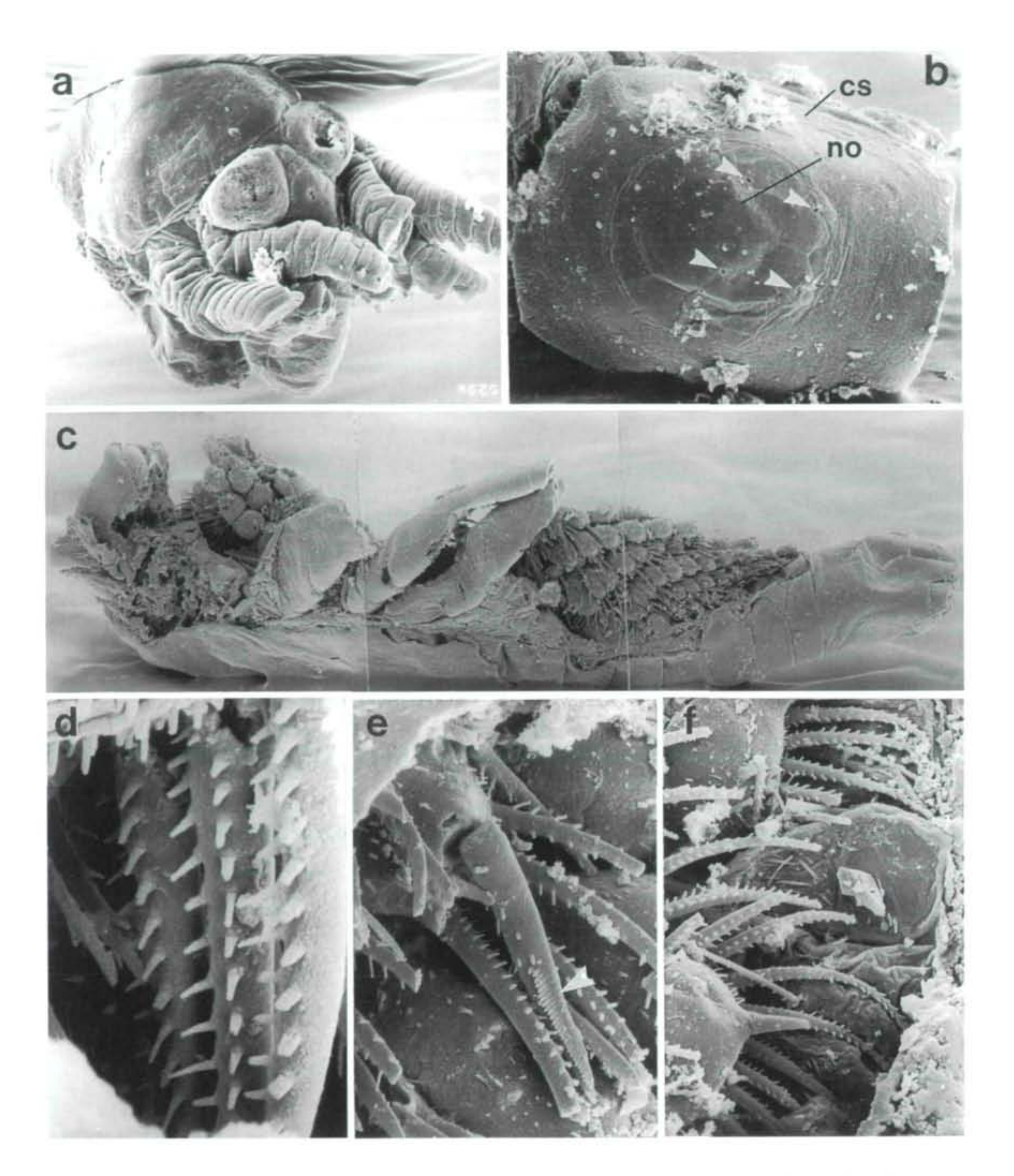


Abb. 3: Details von *Rehbachiella*. **a)** Frühe Larve von vorn, mit großem Augenpaar vor dem Kopfschild. **b)** Kopfschild (cs) mit dem „Nackenorgan" (no, siehe Text). **c)** Stadium mit 12 Rumpfsegmenten, dessen rechte Beinserie ausgebrochen ist, so daß man auf den Filterapparat sehen kann. **d)** Doppelt begrannte Filterborsten. **e)** Kammborsten (Pfeil). **f)** Peitschenartige Transportborsten an den untersten Beinstamm-Auslappungen.

borsten (Abstreifen von Partikeln), Sperrborsten (Aussortieren unbrauchbarer Partikel) und Fegborsten (Transport) gehören (Abb. 3d-f).

Die Strukturen des Nauplius bleiben dabei bis zum größten Stadium erhalten, wenngleich auch sie gewisse Änderungen erfahren. Insbesondere die Kaulade der Mandibel, die für die Zerkleinerung der Nahrung und Einschieben in die vertiefte Mundöffnung verantwortlich ist, wird zunehmend größer – zu ungunsten der aufsitzenden Beinteile des larvalen Spaltbeins. Und diese lange Serie war noch lange nicht zu Ende, was Fragmente, Messungen und Details des ältesten Stadiums belegen. Die Beindifferenzierung, wie z. B. die gut entwickelten, paddelförmigen Außenäste der Rumpfbeine mit ihrer Schwimmbeborstung (Abb. 2d) belegen, daß die späten Stadien gute Schwimmer waren.

Rehbachiella als einen frühen Branchiopoden anzusprechen, war erst nach mühevoller Untersuchung der ganzen Gruppe möglich. Fehlerhafte Bewertungen von morphologischen Details der Branchiopoden und der Krebse insgesamt galt es ebenso zurechtzurücken, wie Gemeinsamkeiten innerhalb der Gruppe zu entdecken und die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen, bis hin zum „Wiederentdecken" alter Literatur über die Branchiopoden, wie z. B. der wunderbaren Schriften von Claus aus dem Ende des vorigen Jahrhunderts (CLAUS 1873).

Die Gewissenhaftigkeit solcher früher Studien an den Branchiopoden zeigte, wie sich gravierende Fehlbeurteilungen einschleichen konnten. So wurde sogar der Zusammenhang der Branchiopoda durch falsche Benennung der Beinteile und damit „verrutschtem" Auftreten von Muskulatur in diesen als Grund genommen, eine tiefe Kluft zwischen den Anostraca und Phyllopoda zu schlagen.

Rehbachiella besitzt nun nicht nur einen in allen strukturellen und funktionellen Eigenheiten dem der Branchiopoden identischen Filterapparat (Abb. 3c-f), der gleichzeitig auch der Fortbewegung dient und nirgendwo anders bei den Krebsen auftritt, sondern bietet auch mit der Beinmorphologie und dem larvalen Kopfschildorgan, das bei allen Branchiopoden und ihren Larven auftritt und dort als Salzdrüse (Osmoregulation = Nacken- oder Dorsalorgan) fungiert (Abb. 3b), gute Gründe, die Branchiopoda als zusammenhängende Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Krebse anzusehen.

Filtration wird zwar auch bei anderen Krebsen zum Nahrungserwerb betrieben, doch stets in unterschiedlicher Weise: Seepocken nutzen ihre zu „Ranken" umgebildeten und mit starren Borsten versehenen Innenäste der Rumpfbeine, ursprüngliche Malacostraken (*Nebalia* und Verwandte) haben keine Filterrinne, sondern einen Kiel auf der Bauchseite, und verlängerte Beininnenäste. Die Beine dieser Krebsgruppe stehen nicht in einer parallelen Reihe wie bei den Branchiopoden hintereinander, sondern rücken nach hinten aneinander und schließen die Gasse. So kann der Nahrungswasserstrom nicht entlang der Beinserie nach innen auf die Bauchseite zu einströmen, sondern wird bauchfern bereits wieder nach vorn umgelenkt und den Mundwerkzeugen zugeführt. Es verwundert nicht, daß die Anordnung der Borsten, die entlang des ganzen Beines entlangreicht, genau entgegengesetzt der bei den Branchiopoden ist.

Von einem „Grundmuster" wie es *Rehbachiella* zu bieten vermag, können die spezifischen Weiterentwicklungen der einzelnen Teilgruppen nunmehr genauer verfolgt werden (Abb. 4). Anostraca, als der eine Entwicklungsast der Branchiopoden, verlieren z. B. ihren Kopfschild im Verlaufe ihrer Stammesgeschichte – besser sie verkürzen ihn weitgehend und schmelzen die Ränder an den Körper, während die Komplexaugen auf Stiele verlagert werden. Die Phyllopoda, Blattfüßer, als der andere Ast, versenken hingegen ihre Komplexaugen in der frühesten Larvalentwicklung in die Tiefe, ein Phänomen, das bereits Herr Claus beobachtet hatte.

Hier trennen sich dann die Notostraca (und die fossilen Kazacharthren) mit nur zwei Gattungen *Triops* und *Lepidurus*, durch einen Übergang zu bodenlebender, räuberischer Lebensweise. Sie entwickeln einen an die zu den Spinnentieren gehörenden Pfeilschwänze erinnernden Kopfschild, verlieren die Antennen fast vollständig, während die ersten Rumpfbeine als „Ersatzantennen" fungieren, und die 11 vorderen Rumpfbeine sind als Fangarme umgebildet. Damit nicht genug, es wird das Augenpaar unter eine kleine Aufwölbung des Kopfschildes verlagert (wohlgemerkt von innen hindurch), und die Zahl der Rumpfbeine und Segmente extrem vermehrt. Bis zu 71 Beinpaare können Triopsiden aufweisen, wobei bis zu sechs Paar auf einem Segment stehen können. Die sonst paddelartigen Steuerruder am Schwanzende, die Furkaläste, sind lang und filamentartig. Sie können ähnlich dem Schwanzstachel des Pfeilschwanzes als Hebel beim Wühlen verwendet werden.

Triopsiden sind genau wie beschrieben bereits aus dem Karbon bekannt, sind also mehr als 200 Millionen Jahre alt. Den wenigsten ist dazu bekannt, daß auch die Salinenkrebsverwandtschaft bereits im Jura, also vor mehr als 80 Millionen Jahren, wie die heutigen Formen aussah. Solche Fossilien lagern in naturkundlichen Sammlungen in Moskau, wo sie der Verfasser ansehen konnte, und konnten wegen der schwierigen Situation dort bisher nicht der Wissenschaft durch Veröffentlichungen zugänglich gemacht werden.

Conchostraken (Muschelschaler) mit einem Fossilnachweis bis in das Silur vor rund 400 Millionen Jahren und Cladoceren (Wasserflöhe), deren älteste Nachweis „nur" bis in die Unterkreide vor rund 40-50 Millionen Jahre reicht, bilden eine weitere Gruppe der Phyllopoda, die Onychura oder Diplostraca. Diese ist gekennzeichnet durch die Verkürzung des Kopfschildes

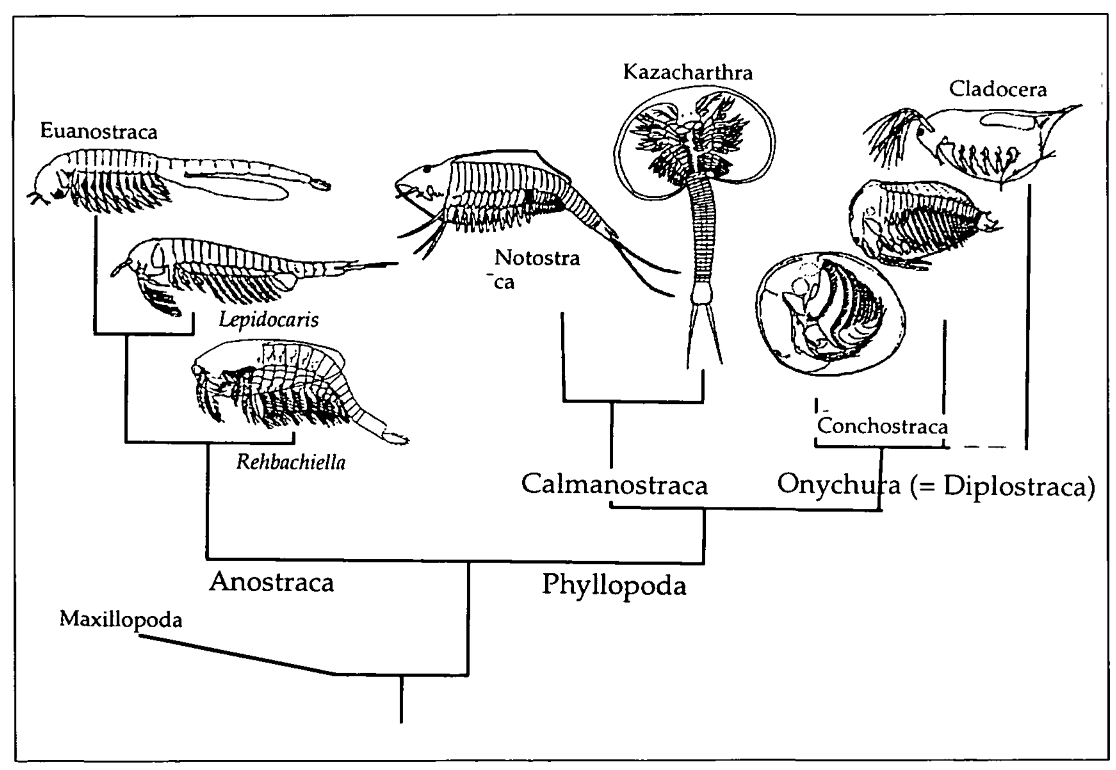


Abb. 4: Vereinfachtes Verwandtschaftsdiagramm der Branchiopoda, inkl. einiger fossilier Formen wie *Rehbachiella, Lepidocaris* (Devon) und den Kazacharthren aus Obertrias/Unterjura.

in Analogie zu den Anostraca zugunsten der Ausbildung eines sekundären zweiklappigen Schildes, der von nur einem Segment ausgehend, den Körper wie eine Muschelschale umhüllt. Diese Bildung ist bei den Conchostraken in der Larvenentwicklung bestens beobachtbar. Das Häubchen eines Wasserflohs ist also nichts weiter als der „alte" Kopfschild, er besitzt also im Gegensatz zu allen anderen Gliedertieren gleich zwei Schilde.

Die lange, gleichmäßige Larvenserie von *Rehbachiella* erwies sich als ein günstiges Muster zur „Eichung" der Larvenfolgen anderer Krebsgruppen. Werden dabei die Folgen nicht auf die Schlupfstadien bezogen, sondern auf den Segmentzuwachs, lassen sich gemeinsame Grundzüge und Abweichungen sichtbar machen. Innerhalb der Branchiopoden sind es gerade die Salinenkrebsverwandten, die Anostraca, die exakt 50% der Stadienanzahl von *Rehbachiella* erreichen – genauer: jedes zweite Stadium ist vergleichbar. Den ersten 15 (30 bei *Rehbachiella*) folgt bei *Artemia* eine weitere Serie von Häutungen, in der die Körperlänge von 2 mm auf über 1 cm ansteigt, die Geschlechtsmerkmale entstehen, der beinlose Schwanz differenziert und die frühlarvalen, nauplialen Strukturen umgewandelt werden, weil nun der Filterapparat der Rumpfbeine die Arbeit aufnimmt. Addiert man diese Stadien zu den 30 von *Rehbachiella*, kann man deren Folge durchaus um weitere rund 10 verlängern und auch für diese fossile Form eine entsprechende Körpergröße annehmen.

Evolutive Änderungen in der Larvenfolge, zumeist wohl um das Risiko der Häutungen zu mindern, denn in dieser Phase ist jedes Gliedertier zunächst sehr weich und angreifbar, führten zu einer Fülle von Strategien, z. B. zu Dotterreichtum der Larven (keine Nahrungsaufnahme) oder des Eis (verbunden mit Schlupf auf einem späteren Stadium – Überspringen der Frühphase). Auch in der Folge können Stadien zusammengerafft werden, worüber die Analyse allein über die Häutungsfolge keine Auskunft zu geben vermag. Erfolgt im Extremfall die gesamte Entwicklung im Ei, schlüpft ein quasi ausgewachsender Organismus. Solche Verhältnisse kennt man von den Insekten, und es ist bemerkenswert, daß die Wissenschaft hierfür den Begriff „direkte Entwicklung" geprägt hat, während gerade die „indirekte" Entwicklung eines Branchiopoden wie *Artemia* den ursprünglichen Weg auch heute <u>noch</u> aufzeigt. Insgesamt wird mit Hilfe des „Eichmusters *Rehbachiella*" die Larvalentwicklung zu einem interessanten Werkzeug in der Beurteilung stammesverwandtschaftlicher Bezüge zwischen den verschiedenen Teilgruppen der Krebse.

Mit *Rehbachiella* und den anderen bislang beschriebenen „Orsten"-Gliedertieren liegt nunmehr eine Fülle von Daten vor, wie sie bisher von Fossilien nicht erwartet wurde. Aus diesen Daten, gestützt durch die Körperlichkeit der Fundstücke, lassen sich Rückschlüsse auf Funktionsweisen der Strukturgefüge (z. B. Freßapparat), Lebensbilder (Bewegungsvermögen, Nahrungsaufnahme) und das Umfeld dieser Organismen (Lebensraum Weichbodensubstrat = Flockulenzzone, Meiofauna) entwickeln. Sie liefern aber auch einen Merkmalssatz, der gleichsam als ein Werkzeug („toolbox" im Computer-Sprachgebrauch) für die Bewertung stammesgeschichtlicher Entwicklungen bei den Branchiopoden und den Krebsen insgesamt zur Verfügung steht. Theoretische Konstrukte, wie sie die Lehrbücher füllen, lassen sich auf Brauchbarkeit aufgrund real existiert habender Organismen prüfen.

Wir nennen den Merkmalsbestand, der an der Basis einer Abspaltung in verschiedenen Entwicklungslinien vorhanden war, das Grundmuster = eine Mischung aus verschieden alten Merkmalen bis hin zu denjenigen, die unmittelbar vor der Abspaltung neu erworben wurden. Mit diesem Grundmuster legten die neuen Gruppen los und entwickelten wieder eigene Grund-

muster – auch unter der Möglichkeit, die alten „neuen“ wieder zu verändern. Es wird daraus verständlich, daß heutige Gruppen keineswegs noch solche Gemeinsamkeiten der frühen Aufspaltungsphase aufweisen müssen oder gar können. Es ist eher der absolute Glücksgriff, wenn alle in Frage kommenden Gruppen noch an wenigstens einer Gemeinsamkeit als verwandt erkannt werden können – insbesondere bei solch langen Zeiträumen isolierter Evolution, wie es gerade die Branchiopoden aufweisen.

Wie die Tatsache, daß Krebse keine „Di-Antennaten“ sind, also keine zwei Paar sensorische Antennen besitzen (Gegenbeweis sind alle entomostraken Krebse), galt der Besitz von zwei Maxillen (Kieferfüßen) als Bestandteil des ursprünglichen Krebskopfes. Lieferten eigentlich schon die 1954 erstmals beschriebenen, winzigen, bodenwühlenden Cephalocarida zu dieser Auffassung den Gegenbeweis (SANDERS 1963), so konnte dieser mit *Rehbachiella* und einigen anderen „echten“ Krebsen im „Orsten“-Material erhärtet werden: in allen diesen Formen ist das zweite „Maxillenpaar“ ebenfalls noch ein normales Rumpfbein. Damit ist abzuleiten, daß dies auch noch für das Grundmuster der Krebse im engeren Sinne gelten muß, wenn dieses Beinpaar auch schon in den Kopf integriert war.

Dazu kommt aber, daß der Kopf der Gliedertiere gar nicht die in den Lehrbüchern vertretene Anzahl von fünf Extremitäten tragenden Segmente, sondern ganz offensichtlich noch eins weniger aufwies (reicht also erst bis zur sogenannten „ersten Maxille“) und der bisher angenommene Zustand erst innerhalb der einzelnen Teilgruppen unabhängig fortentwickelt wurde (Spinnentiere: drei dazu = Prosoma; zahlreiche Krebsgruppen gliedern auch weitere Rumpfsegmente an den Kopf an = Cephalothorax, die Branchiopoden hingegen „verzichten“ im gegenläufigen Sinne fast vollständig auf die beiden Maxillenpaare). Die Untersuchungen von Cisne hierzu an Trilobiten, Dreilappern, einer ausgestorbenen Gliedertiergruppe, sind nunmehr 20 Jahre alt (siehe CISNE 1975) und in der Folge immer wieder durch weitere Funde unterstützt worden (u. a. auch durch „Orsten“-Funde), und ein solcher Kopfzustand ist auch für die frühe Stammlinie der Krebse noch gültig (WALOSSEK & MÜLLER 1990). Es wird aber sicher noch Jahre dauern, bis dies zur Kenntnis genommen werden wird.

Literatur

CISNE J. L. (1975): Anatomy of *Triarthrus* and the relationships of the Trilobita. — Fossils & Strata **4**: 45-63.

CLAUS C. (1873): Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. — Abh. k. Ges. Wiss. Göttingen **18**: 93-140, Tafeln 1-8.

MÜLLER K.J. & D. WALOSSEK (1991): Ein Blick durch das „Orsten“-Fenster in die Arthropodenwelt vor 500 Millionen Jahren. — Verh. dt. Zool. Ges. **84**: 281-294.

SANDERS H.L. (1963): The Cephalocarida. Functional Morphology, Larval Development, Comparative External Anatomy. — Mem. Connecticut Acad. Arts Sci. **15**: 1-80.

WALOSSEK D. (1993): The Upper Cambrian *Rehbachiella kinnekullensis* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. — Fossils & Strata **32**: 1-202.

WALOSSEK D. (1995): The Upper Cambrian *Rehbachiella*, its larval development, morphology and significance for the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. — Hydrobiologia **298**: 1-13.

WALOSSEK D. & K.J. MÜLLER (1990): Upper Cambrian stem-lineage crustaceans and their bearing upon the monophyletic origin of Crustacea and the position of *Agnostus*. — Lethaia **23**(4): 409-427.

Anschrift des Verfassers:
Univ.-Prof. Dr. Dieter Waloßek
Sektion für Biosystematische Dokumentation
Universität Ulm, Liststraße 3
D-89079 Ulm, Deutschland